ПАРАЗИТОЛОГИЯ, 29, 6, 1995

УДК 576.895.425 : 591.4

© 1995

УЛЬТРАСТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ТРУБЧАТЫХ ЖЕЛЕЗ КРАСНОТЕЛКОВЫХ КЛЕЩЕЙ (ACARIFORMES: TROMBICULIDAE)

А. Б. Шатров

Впервые исследована и проанализирована структурно-функциональная организация трубчатых желез краснотелковых клещей *Hirsutiella zachvatkini*, *Leptotrombidium orientale* и *Euschoengastia rotundata* на протяжении их онтогенеза и проведена их сравнительно-анатомическая оценка. Организация трубчатых желез не претерпевает изменений (трансформации или регрессии) в ходе развития клещей, а при линьках заменяется только их эктодермальный выводной проток, принимающий в себя протоки альвеолярных слюнных желез. Трубчатые железы парные, по своему ходу граничат со всеми важнейшими органами клещей и заканчиваются слепо в задней половине их тела. Они состоят из двух отделов: проксимального и дистального. Объемный проксимальный отдел имеет хорошо выраженные внутриклеточные полости с вдающимися в них длинными микроворсинками, а также умеренно развитый базальный лабиринт у эпителиальных клеток. Дистальный трубковидный отдел железы образован призматическими клетками с сильно развитым базальным лабиринтом и невысокими неупорядоченными микроворсинками на апикальной поверхности, что обусловливает полярность клеток. Формирование и выведение экскреторных продуктов в трубчатых железах не происходит. Организация трубчатых желез краснотелок, таким образом, отвечает организации осморегулирующих эпителиев. Они осуществляют выведение из организма клещей избытка жидкости, поглощенной при питании, и являются гомологами коксальных желез других паукообразных. Исходно трубчтые железы являются экскреторными целомодуктами, которые постепенно утратили экскреторные функции и у ряда групп тромбидиформных клещей вошли в состав комплекса слюнных желез.

Исследование специализированных трубчатых желез (tubular glands) тромбидиформных клещей, которые ранее описывали в составе прочих слюнных желез (Michael, 1895; Bader, 1938; Moss, 1962), а в настоящее время в основном рассматривают в качестве возможного гомолога коксальных (Wainstein, 1965; Woodring, 1973; Alberti, Storch, 1977; Mothes, Seitz, 1980), затрагивает такую весьма важную проблему как принципы организации и функционирования осморегуляторных и экскреторных органов у этой группы паукообразных, а также вопрос об их сравнительно-анатомическом статусе.

У краснотелковых клещей, как личинок (Voigt, 1971; Schramlová, 1978), так и взрослых особей (Brown, 1952; Mitchell, 1964), трубчатые железы описывали в составе комплекса слюнных желез, хотя было отмечено, что они очень слабо воспринимают гистологические красители и никогда не содержат каких-либо секреторных включений. Ранее нами была предпринята попытка светооптического и электронно-микроскопического исследования трубчатых желез питающихся личинок *Hirsutiella zachvatkini* и *Neotrombicula pomeranzevi* (Шатров, 1983), однако их некоторые структурные особенности, а также возможная гомология остались нераскрытыми.

В настоящем сообщении мы рассматриваем ультраструктурную организацию трубчатых желез на протяжении всего постэмбрионального развития у *H. zachvatkini* и у отдельных стадий жизненного цикла *Leptotrombidium orientale* и *Euschoengastia rotundata.*

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе были использованы голодные, питающиеся и напитавшиеся личинки, а также постларвальные стадии развития *Hirsutiella zachvatkini* (Schluger, 1948), голодные личинки и взрослые клещи *Leptotrombidium orientale* (Schluger, 1948), а также взрослые клещи *Euschoengastia rotundata* (Schluger, 1955), содержавшиеся в лаборатории.

В целях электронно-микроскопического исследования осуществляли двойную фиксацию целых клещей в соответствующих растворах глютар-альдегида и четырехокиси осмия, промывку в фосфатном буфере, обезвоживание в спиртах и ацетонах и последующую заливку в аралдит согласно методике, подробно описанной ранее (Шатров, 1992). Тонкие срезы, приготовленные на ультратоме LKB-III и окрашенные в растворах уранил-ацетата и лимоннокислого свинца, исследовали в просвечивающем электронном микроскопе Tesla BS-500 при ускоряющих напряжениях 60–90 кВ и первичных увеличениях от 3 до 50 тыс. Полутонкие срезы окрашивали толуидиновым синим и изучали в световом микроскопе.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Организация трубчатых желез на протяжении онтогенеза клещей не претерпевает сколько-нибудь значительных изменений, а регрессии у покоящихся стадий они не подвергаются. Увеличиваются только размеры желез за счет деления составляющих их клеток и увеличения их объема в связи с общим увеличением размеров тела клещей в ходе индивидуального развития.

Трубчатые железы парные, занимают вентролатеральное относительно альвеолярных желез положение и идут назад значительно дальше последних. Длина желез от основания выводного протока составляет у личинок 70–80 мкм, а у нимф и взрослых особей – от 200 до 400 мкм и выше у исследованных видов, что приблизительно равняется третьей части всей длины тела клещей.

Весьма протяженные коксальные железы наблюдаются также и у некоторых других Acariformes (Alberti, Storch, 1977), в том числе орибатид (Woodring, 1973), у которых длина железы зависит от солености среды – у пресноводных и сухопутных клещей железы длиннее, чем у солоноводных, что связано с разной интенсивностью фильтрации воды и ионов через стенку железы. У акароидных клещей, наоборот, так называемые супракоксальные железы сильно видоизменены и компактны (Brody e. a., 1976).

По своему ходу трубчатые железы краснотелок либо прямо, либо опосредованно через жидкость межтканевых синусов граничат со всеми важнейшими органными системами краснотелковых клещей – альвеолярными слюнными железами, мозгом, средней кишкой – ее центральным отделом и экскреторным органом, а также на значительном протяжении – с яичниками или семенниками.

Передняя половина железы организована в виде округлой прямой трубочки с выраженным срединным каналом и стенками, состоящими из одного ряда клеток. Ее диаметр у личинок составляет 8–9 мкм, а у нимф и взрослых клещей – 20–30 мкм. Этот отдел трубчатой железы краснотелок, очевидно, гомологичен так называемому лабиринту антеннальных желез ракообразных (Schmidt-Nielsen e. a., 1968) и коксальных желез орибатоидных клещей (Woodring, 1973).

В задней половине трубчатые железы утрачивают округлую конфигурацию, растягиваются в ширину до 50–80 мкм у взрослых клещей и (или) петлеобразно изгибаются. Этот отдел трубчатой железы краснотелок, возможно, гомологичен концевому фильтрующему мешочку, или саккулюсу, коксальных желез паукообразных (Woodring, 1973; Alberti, 1979) и антеннальных желез краба *Uca mordex* (Schmidt-Nielsen e. a., 1968). Цитоплазма клеток, образующих стенки трубчатой железы, на всем протяжении слабо эозинофильна и может содержать отдельные ШИК-положительные гранулы не секреторной природы.

По характеру ультраструктурной организации трубчатые железы краснотелковых клещей отчетливо разделяются на два приблизительно одинаковых по длине отдела: проксимальный (или каудальный) и дистальный (или фронтальный) (рис. 1), что соответствует наблюдаемому на световых препаратах различию в организации их передней и задней частей.

Проксимальный отдел железы имеет неправильные очертания на поперечных срезах и нередко в области семенников или яичников приобретает особо крупные размеры, часто соотносимые с размерами самих гонад. В этой части железы выполнены неправильной формы крупными клетками, размеры которых могут достигать 16 × 12 мкм у взрослых клещей. Клетки покоятся на подстилающей базальной мембране, образующей иногда глубокие впячивания в паренхиму железы, а своей вершиной открываются в полость срединного осевого канала (рис. 1; 2,*2*; 3,*2*; см. вкл.), который может быть сильно сужен. Только иногда у питающихся самок *H. zachvatkini* полость срединного канала в проксимальном отделе трубчатой железы может достигать 12 × 5 мкм.

Наиболее существенной деталью строения клеток трубчатых желез в их проксимальном отделе является наличие многочисленных и разновеликих внутриклеточных полостей с вдающимися в них тесно расположенными однородными микроворсинками, длина которых одинакова как у личинок, так и у последующих стадий, и варьирует в пределах 1.3–1.8 мкм (рис. 2,*1,2*; 3,*2–4*). Микроворсинки несут тонкий осевой пучок микрофиламентов, иногда трудно различимый.

В целом объем внутриклеточных полостей трубчатых желез краснотелок крайне изменчив и с возрастом клещей их просвет постепенно увеличивается: от 2.5 × 1.6 мкм – у голодных личинок (рис. 2,*1*) и 9.1 × 1.8 мкм – у протонимф, до 12 × 6 мкм и более – у питающихся взрослых клещей (рис. 3,*2*). Важно подчеркнуть, что система этих полостей не изолирована, а по ходу железы соединяется с ее осевым каналом, или центральным протоком.

Характерно, что у личинок, как голодных, так и питающихся клетки проксимального отдела трубчатой железы почти полностью лишены базальных инвагинаций плазматической мембраны, а также микроворсинок на апикальной поверхности, ограничивающей полость осевого канала (рис. 2,*2*). В ходе онтогенеза, однако, у этих клеток в определенной степени развиваются как базальные инвагинации (рис. 3,*3*), так и микроворсинки (рис. 3,*2*), что говорит о постепенном увеличении функциональной нагрузки на концевой отдел железы в процессе жизнедеятельности клещей. В той или иной степени выраженные, часто обширные внутриклеточные полости с пронизывающими их длинными микроворсинками в высокой степени свойственны трубчатым железам других Parasitengona, в частности эритреидам (сем. Erythraeidae) и водяным клещам (Alberti, Storch, 1977), что свидетельствует о сходных принципах физиологической конституции клещей этой ветви Actinedida.

Цитоплазма клеток проксимального отдела трубчатых желез имеет невысокую электронную плотность (рис. 2,*2,3*; 3,*3*). В ходе онтогенеза возрастает количество свободных рибосом и митохондрий (рис. 3,*2,3*), которые имеют часто неправильную форму, электронноплотный матрикс и тесно расположенные кристы. В клетках митохондрии распределены произвольно, однако тяготеют к базальным

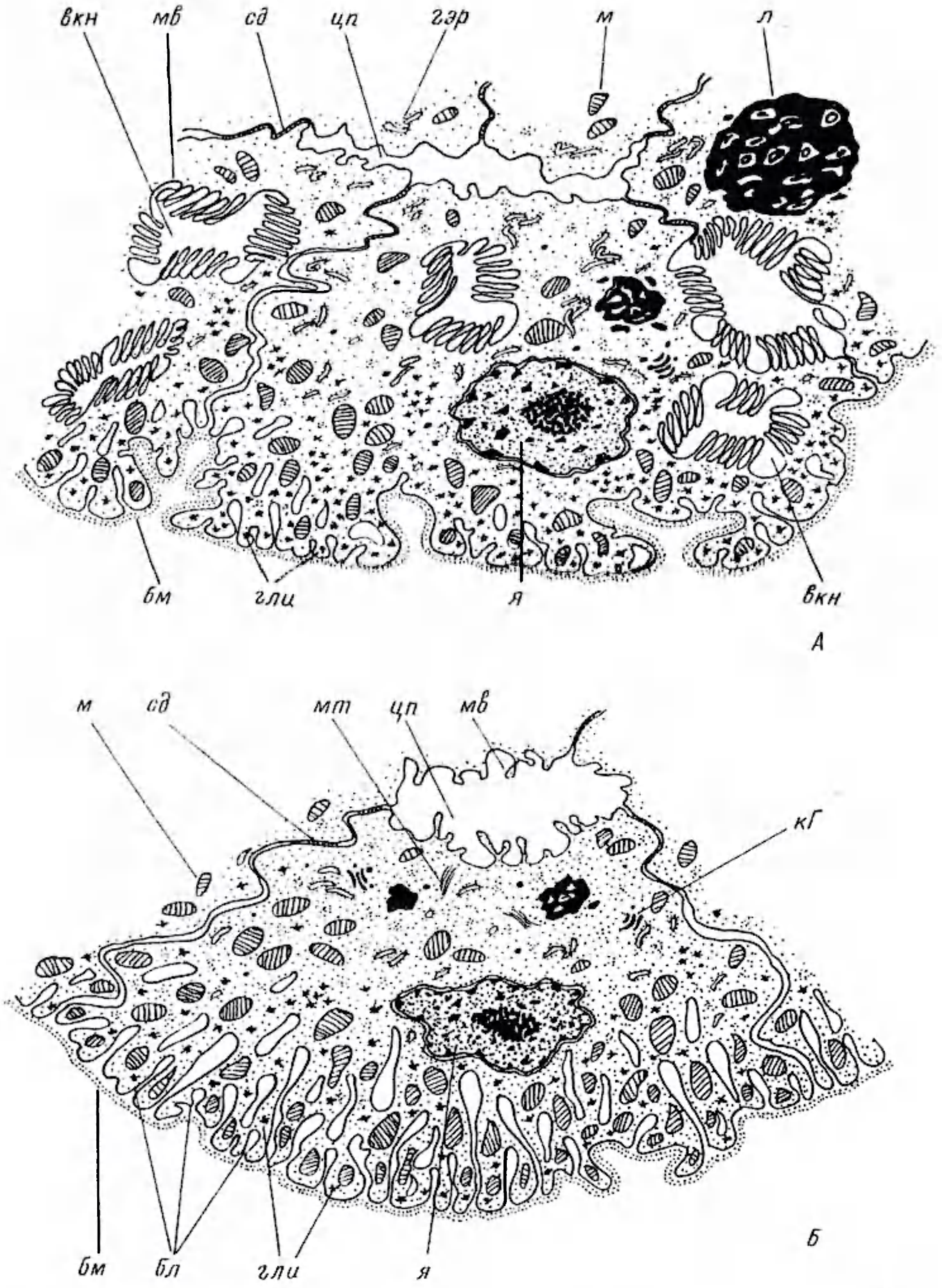

Рис. 1. Обобщенная схема электронно-микроскопической организации участка трубчатой железы *Hirsutiella zachvatkini.*

А — в проксимальном отделе железы; изображены внутриклеточные каналы с вдающимися в них микроворсинками, *Б* — в дистальном отделе железы.

бл — базальный лабиринт; *бм* — базальная мембрана; *вкн* — внутриклеточные каналы; *гли* — гликоген; *гэр* — гранулярный эндоплазматический ретикулум; *кГ* — комплекс Гольджи; *л* — лизосомоподобная структура; *м* — митохондрии; *мв* — микроворсинки; *мт* — микротрубочки; *сд* — септированная десмосома; *цп* — центральный проток железы; *я* — ядро.

Fig. 1. The general scheme of cell structure in proximal (*A*) and distal (*Б*) parts of tubular gland in trombiculid mite, *Hirsutiella zachvatkini.*

инвагинациям, если они имеются. Размеры митохондрий практически не изменяются по мере развития клещей и в среднем составляют 0.8–0.9 × 0.5–0.6 мкм, но часто могут достигать значительной величины – 1.9 × 1.6 мкм. Оформленный эндоплазматический ретикулум и комплексы Гольджи, как правило, отсутствуют. В апикальной цитоплазме могут выявляться одиночные или собранные в небольшие группы микротрубочки. Боковые стороны клеток у осевого канала образуют довольно протяженные контакты типа септированных десмосом (рис. 1; 3, *4*), а ниже контактов практически всегда выражены неширокие межклеточные промежутки (рис. 3, *4*). Подобная организация эпителия в высокой степени свойственна транспортным органам и, в частности, мальпигиевым сосудам членистоногих (Kukel, Komnick, 1989). Ядра имеют неправильную форму и ориентированы произвольно. Их размеры довольно стабильны и составляют в среднем 5–7 × 3–4 мкм у разных стадий развития клещей исследованных видов.

В клетках проксимального отдела трубчатых желез происходит интенсивное накопление гликогена (рис. 3, *2–4*). Кроме того, в цитоплазме наблюдается формирование и отложение электроноплотных гетерогенных включений (рис. 3, *3*), имеющих, возможно, лизосомальную природу и сходных с остаточными телами, накапливающимися в пирамидальных клетках альвеол I типа во время питания клещей *Amblyomma americanum* (Barker e. a., 1984), что свидетельствует о нарастании с возрастом краснотелок каких-то необратимых метаболических процессов. Размеры этих включений могут доходить до 10 мкм в поперечнике.

Дистальный отдел трубчатой железы образован клетками, несколько отличающимися по организации от клеток проксимального отдела, постепенно замещающими последние (рис. 2, *3*). Членение коксальных желез на отделы в высокой степени свойственно также представителям и других групп паукообразных (Woodring, 1973; Alberti, 1979), в том числе тетраниховым клещам (Mothes, Seitz, 1980).

Клетки дистального отдела несут хорошо выраженный на всех стадиях развития клещей базальный лабиринт (рис. 1; 2, *4*; 3, *1*), который занимает больше половины высоты клеток. Так, у дейтонимф при высоте клеток 6.8–10.0 мкм, высота базального лабиринта достигает 4.7–8.0 мкм. В цитоплазматических отсеках между мембранами базального лабиринта расположены многочисленные преимущественно удлиненные митохондрии, строение которых аналогично вышеописанному. Наблюдаются также немногочисленные комплексы Гольджи, расположенные в срединных частях клеток и состоящие из 3–4 уплощенных цистерн, а также рыхло расположенные микротрубочки в апикальных частях клеток, ориентированные под углом к их продольной оси. Гликоген, а также электроноплотные остаточные тела эти клетки практически не накапливают, что, по-видимому, свидетельствует о более интенсивной прямой функциональной нагрузке по транспорту растворов у этих клеток, в отличие от клеток проксимального отдела.

Ядра клеток занимают место среди инвагинаций базального лабиринта либо выше них, при этом они могут быть ориентированы вдоль апикальной поверхности клеток. Длина продольной оси ядер варьирует в пределах 3.6–5.1 мкм, а поперечник составляет 2.1–4.1 мкм. Просвет осевого канала выражен, как правило, лучше, чем в проксимальном отделе железы. Апикальные поверхности клеток, обращенные к осевому каналу, неровные и формируют невысокие микроворсинки.

Однотипная организация ядер и митохондрий и близкая общая структура клеток как проксимального, так и дистального отделов трубчатой железы показывают, что вся железа является производным одного, очевидно, мезодермального зачатка, однако дифференцирована по осуществляемым ею частным функциям. Можно полагать, что дистальный отдел железы исходно представляет собой выводной канал (или отдел) целомодукта, также являющийся производным целомического эпителия (Беклемишев, 1964). Собственно выводные каналы трубчатых желез, как и самые дистальные участки первичных целомодуктов, являются эктодермальными производными, что видно из наличия выстилающей их кутикулы (Шатров, 1983), которая, как и кутикула выводных протоков альвеолярных слюнных желез, лишена опорной спиральной нити.

ОБСУЖДЕНИЕ

Рассмотренная организация трубчатых желез краснотелковых клещей однозначно свидетельствует о том, что трубчатые железы у них являются высокоспециализированным органом, осуществляющим водный и ионный транспорт, т. е. служат регулятором водно-солевого обмена, и анатомически есть гомолог коксальных желез других паукообразных (Rasmont e. a., 1958; Woodring, 1973; Brody e. a., 1976; Alberti, 1979; El Shoura, Roshdy, 1985) и особенно тромбидиформных клещей (Wainstein, 1965; Alberti, Storch, 1977; Mothes, Seitz, 1980). У последних коксальные железы утрачивают самостоятельные выводные протоки и отверстия и объединяются с комплексом альвеолярных слюнных желез, приобретая, очевидно, дополнительные функциональные свойства по формированию слюны.

Концевые разрастания, или мешочки, трубчатых желез краснотелок и близких групп несомненно представляют собой производное целома и исходно являются экскреторными целомодуктами (Беклемишев, 1964), утратившими экскреторные функции и перешедшими у краснотелок к осуществлению исключительно функций водно-солевого обмена, главным образом, по-видимому, фильтрации жидкости из гемолимфы (Schmidt-Nielsen e. a., 1968; Woodring, 1973). Важность этой функции чрезвычайно велика для подобных почвенных членистоногих, питающихся жидкой пищей и чувствительных к колебанию атмосферной влаги, что подчеркивается объемностью концевых отделов трубчатых желез краснотелок.

Отлагающиеся электроноплотные включения никогда в просвет не выводятся и являются, по всей видимости, пигментом старения типа меланина или липофусцина, которые необратимо накапливаются в клетках в течение всего срока жизни клещей. Отнесение коксальных желез сольпуг к модифицированным нефридиям (Alberti, 1979) не подтверждается сравнительно-анатомическими данными (Беклемишев, 1964).

Подобная функциональная специализация у ряда групп тромбидиформных клещей оказывается возможной благодаря установившемуся практически полному разделению функций собственно экскреции и водно-солевого обмена между экскреторным органом и коксальными железами (McEnroe, 1961b; Mothes, Seitz, 1980), которые превратились в трубчатые и постепенно вошли в состав комплекса слюнных желез. Такая направленность в развитии, по-видимому, в той или иной форме свойственна всему подотряду Actinedida.

Наблюдаемое преобразование целомодуктов у тромбидиформных клещей, несущих изначально экскреторную функцию, не является исключением у беспозвоночных. У Onychophora, как известно, целомодукты сегмента ротовых сосочков преобразуются в слюнные железы, тянущиеся вдоль тела (Беклемишев, 1964). У орибатид коксальные железы, возможно, осуществляют и экскреторную функцию (Woodring, Cook, 1962; Woodring, 1973).

Дистальный, собственно трубчатый отдел железы также, по-видимому, является производным целомического эпителия, как это показано для большинства ракообразных и паукообразных (Беклемишев, 1964). У краснотелок это доказывается тем, что при линьках заменяется только одинаково организованный у всех стадий развития выводной проток железы и его кутикулярная выстилка, тогда как вся масса железы никаких изменений не претерпевает.

Значительная протяженность трубчатых (или коксальных) желез у краснотелок и других близкородственных Actinedida (Wainstein, 1965; Alberti, Storch, 1977; Mothes, Seitz, 1980) и весьма объемный проксимальный их отдел, возможно, свидетельствуют о том, что в образовании железы принимают участие несколько слившихся мезодермальных зачатков, принадлежащих 2–4 сегментам тела, наподобие того, как это имеет место у двулегочных пауков (Беклемишев, 1964), причем все это образование дренируется одним протоком. В точности установить исходный для целомодукта(ов) сегмент(ы) тела у краснотелок, однако, не представляется возможным. Считается, что у водяных клещей – это педипальпальный сегмент (Беклемишев, 1964). Тесная взаимосвязь протока железы с ротовыми органами у всех стадий развития клещей Parasitengona на данном этапе эволюции, а также отсутствие целомодуктов в антеннальном II (хелицеральном) сегменте тела у подавляющего большинства членистоногих (Беклемишев, 1964) не исключают этого предположения. Однако нахождение уростигм – возможного древнего гомолога выводных отверстий коксальных желез у предличинок и личинок краснотелок между коксами I и II пар ног, ставит эту точку зрения под сомнение.

У орибатид протоки сходных с трубчатыми железами краснотелок коксальных или супракоксальных желез сливаются с общим протоком других желез, пронизывают стенку тела и открываются в задний конец подоцефалического канала над I коксой (Woodring, Cook, 1962; Woodring, 1973).

Расположение концевого объемного отдела железы в средней части тела рядом с важнейшими для жизнедеятельности клещей органами обеспечивает эффективный „дренаж" организма клещей на протяжении всей их жизни. По-видимому, именно трубчатые железы краснотелок в наибольшей степени ответственны за поддержание гомеостаза этих почвенных членистоногих.

Важен вопрос, как функционируют трубчатые железы у активных постларвальных стадий краснотелок в промежутках между питанием клещей, когда слюна не выделяется. Можно полагать, что в той или иной степени жидкость сорбируется и отводится постоянно, поскольку иногда удается наблюдать выделяющуюся капельку прозрачной жидкости у апикального конца ротового аппарата дейтонимф и взрослых клещей.

Тонкое строение трубчатой железы краснотелок, как мы видим, отвечает организации осморегулирующих эпителиев (Berridge, Oschman, 1969, и др.) с их призматическими клетками, базальным лабиринтом и микроворсинками на апикальной поверхности, а также межклеточными промежутками и апикальными замыкающими контактами (Diamond, Tormey, 1966). Базальный лабиринт в проксимальном отделе железы, прогрессирующий в своем развитии в ходе онтогенеза краснотелок, и исключительно сильно развитый на всех стадиях в дистальном отделе, а также микроворсинки увеличивают полезную поверхность клеток, участвующих в водно-солевом обмене, как это имеет место в осморегулирующих и экскреторных эпителиях членистоногих, в том числе иксодовых клещей (Schmidt-Nielsen, 1968; Berridge, Oschman, 1969; Балашов, Райхель, 1973, 1976). Считается, что неравномерность развития базального лабиринта и микроворсинок обусловливает полярность клеток и может свидетельствовать об интенсивном транспорте реабсорбированной воды и растворов (ионов) из гемолимфы членистоногого по направлению к центральному каналу железы (Berridge, Oschman, 1969; Балашов, Райхель, 1976).

Функциональное назначение длинных микроворсинок внутриклеточных полостей проксимального отдела трубчатой железы не совсем ясно. Само по себе сильное развитие микроворсинок указывает на обратную полярность клеток и интенсивность транспортных процессов, предположительно, из полости железы в сторону гемолимфы. Однако у трипсов *Frankliniella occidentalis* мальпигиевы сосуды с интенсивно развитыми микроворсинками, тесно прилегающие к задней кишке, обеспечивают, по предположению авторов (Dallai e. a., 1991), реабсорбцию жидкости из полости кишки, т. е. ее транспорт в сторону канала мальпигиевого сосуда, а не наоборот. В отношении коксальных желез считается, что в их концевом отделе происходит только фильтрация первичной жидкости во внутреннюю полость, тогда как в лабиринте, или трубчатом отделе, осуществляется собственно ионный обмен и осморегуляция, т. е. избирательная сорбция и реабсорбция растворов (Schmidt-Nielsen e. a., 1968; Woodring, 1973).

В любом случае ясно, что главная функция трубчатых желез краснотелок заключается в отнятии излишней жидкости из организма клеща, тогда как частная функциональная динамика этого процесса, очевидно, различна в разных отделах железы. Эта функция трубчатых желез возрастает в активные периоды жизнедеятельности – у питающихся и напитавшихся личинок и у взрослых клещей, тогда как у голодных особей и у покоящихся стадий, возможно, в определенной степени снижена. Вместе с тем существенных изменений в организации внутриклеточных структур, в частности митохондрий, в ходе жизнедеятельности клещей не происходит. Это указывает, видимо, на то, что колебания физиологических параметров их организма в ходе развития, в норме, невелики. Так, степень голодания у покоящихся стадий краснотелок не настолько велика, чтобы произошло изменение структуры митохондрий, как это показано, например, для скорпионов (Rasmont e. a., 1958). Активность транспортных процессов через эпителий железы также, по-видимому, не очень велика, поскольку межклеточные промежутки остаются, как правило, расширенными весьма умеренно (Wall e. a., 1970).

У тетраниховых клещей, специализированных к питанию на растениях, процесс выведения из организма избытка поглощенной при питании жидкости осуществляется посредством ее диффузии через эпителиальную стенку главных трахейных стволов (McEnroe, 1961a). Кроме того, у тетранихид имеется пара коксальных желез, а при созревании яиц у самок развиваются типичные для паукообразных мальпигиевы сосуды (Mothes, Seitz, 1980).

В отношении личинок краснотелок также считалось (Jones, 1950; Schramlová, 1978), что трубчатые железы представляют собой видоизмененные мальпигиевы сосуды. Однако, как мы видели, такая точка зрения, является (с позиций сравнительной анатомии) совершенно неприемлемой. Собственно мальпигиевы сосуды как специализированные разрастания задних участков среднего отдела кишечника у краснотелок и близких групп, по крайней мере из субкогорты Parasitengona, полностью отсутствуют, поскольку их эволюция и специализация пошли по совершенно другому направлению.

Трубчатые железы краснотелок по некоторым особенностям тонкого строения их клеток и возможной функциональной роли оказываются сходными с клетками пирамидальных альвеол слюнных желез иксодовых клещей (Binnington, 1978, и др.), а также клетками коксальных желез аргасовых (Berridge, 1970; El Shoura, Roshdy, 1985), которые, как считалось, осуществляют выведение из организма клеща избытка поглощенной при питании жидкости. Получены, однако, данные, что альвеолы I типа слюнных желез иксодовых клещей осуществляют главным образом забор паров воды из ненасыщенной атмосферы и реагируют на изменение уровня гидратированности среды (Gill, Walker, 1987; Yanagawa e. a., 1987; Needham e. a., 1990), а выведение избытка воды и электролитов обеспечивают интерстициальные клетки гранулосекретирующих альвеол.

В клетках трубчатых желез никогда не наблюдаются жировые включения, которые обнаружены в альвеолах I типа у ряда иксодовых клещей в период голодания или, наоборот, накапливаются при питании (Needham e. a., 1990), а также электронно-светлые секреторные включения, выявленные у клеща *Hyalomma* *asiaticum* (Атлас..., 1979). Объем трубчатых желез в разные периоды физиологической активности краснотелок существенно не изменяется, однако их размеры увеличиваются в ходе онтогенеза.

По наличию базального лабиринта и микроворсинок трубчатые железы краснотелок сходны с мальпигиевыми сосудами насекомых (Kukel, Komnick, 1989, и др.) и клещей (Балашов, Райхель, 1973, 1976), что указывает на общность отдельных функций у этих образований (Diamond, Tormey, 1966; Berridge, Oscham, 1969; Berridge, 1970), хотя, как показано, мальпигиевы сосуды в основном, но не исключительно (Kukel, Komnick, 1989; Dallai e. a., 1991), специализированы на экскреции твердых продуктов, тогда как активный транспорт воды и ионов принимают на себя часто другие структуры – пирамидальные альвеолы, коксальные железы и т. д. (Berridge, 1970). Формирование и экскреция твердых кристаллов гуанина или тому подобных веществ в полости канала железы, что является спецификой мальпигиевых сосудов (Grodowitz e. a., 1987, и др.), у трубчатых желез краснотелок не имеет места.

Таким образом, из рассмотренного видно, что чрезвычайно важную функциональную нагрузку в ходе жизнедеятельности краснотелковых клещей осуществляют трубчатые железы – органы, высокоспециализированные для целей водно-солевого обмена и объединяющиеся с комплексом альвеолярных слюнных желез, что в высокой степени характерно для всей ветви тромбидиформных клещей.

Список литературы

Атлас электронно-микроскопической анатомии иксодовых клещей. Ред. Ю. С. Балашов. Л.: Наука, 1979. 256 с.

Балашов Ю. С., Райхель А. С. Электронно-микроскопическое исследование мальпигиевых сосудов клеща Hyalomma asiaticum P. Sch. et E. Schl. 1. Голодающие самки // Паразитология. 1973. Т. 7, вып. 3. С. 231–237.

Балашов Ю. С., Райхель А. С. Ультратонкое строение экскреторной системы аргасового клеща Ornithodoros papillipes // Паразитология. 1976. Т. 10, вып. 5. С. 385–391.

Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 2. Органология. М.: Наука, 1964. 444 с.

Шатров А. Б. Морфофункциональная специализация тубулярных желез личинок краснотелковых клещей (Trombiculidae) // Паразитология. 1983. Т. 17, вып. 2. С. 134–139.

Шатров А. Б. Ультраструктура гиподермы и мягкой кутикулы взрослых фаз краснотелковых клещей // Цитология. 1992. Т. 34, № 6. С. 21–29.

Alberti G. Light- und elektronenmikroskopische Untersuchungen an Coxaldrusen von Walzenspinnen (Arachnida: Solifugae) // Zool. Anz. 1979. Bd 203, Hf 1/2. S. 48–64.

Alberti G., Storch V. Zur Ultrastruktur der Coxaldrusen actinotricher Milben (Acari, Actinotrichida) // Zool. Jahrb. Abt. Anat. 1977. Bd 98, Hf 3. S. 394–428.

Bader C. Beitrage zur Kenntnis der Verdanungsvergange bei Hydracarinen // Rev. Suisse Zool. 1938. T. 45. P. 721–806.

Barker D. M., Ownby C. L., Krolak J. M., Clapool L. P., Sauer J. R. The effect of attachment, feeding, and mating on the morphology of type I alveolus of salivary glands of the lone star tick, Amblyomma americanum (L.) // J. Parasitol. 1984. Vol. 70, N 1. P. 99–113.

Berridge M. J. Osmoregulation in terrestrial arthropods // Chemical Zoology. Vol. 5. (Eds M. Florkin and B. T. Scheer). N. Y.; London: Acad. Press, 1970. P. 287–319.

Berridge M. J., Oschman J. L. A structural basis for fluid secretion by Malpighian tubules // Tissue a. Cell. 1969. Vol. 1, N 2. P. 247–272.

Binnington K. C. Sequential changes in salivary gland structure during attachment and feeding of the cattle tick, Boophilus microplus // Int. J. Parasitol. 1978. Vol. 8, N 2. P. 97–115.

Brody A. R., Mc Grath J. C., Wharton G. W. Dermatophagoides farinae: the supracoxal glands // J. N. Y. Entomol. Soc. 1976. Vol. 84, N 1. P. 34–47.

Brown J. R. C. The feeding organs of the adult of the common „chigger" // J. Morph. 1952. Vol. 91, N 1. P. 15–52.

Dallai R., Del Bene G., Marchini D. The ultrastructure of malpighian tubules and hindgut of Frankliniella occidentalis (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae) // Int. J. Insect Morphol. 1991. Vol. 20, N 4/5. P. 223–233.

Diamond J. M., Tormey J. McD. Role of long extracellular channels in fluid transport across epithelia // Nature. Lond. 1966. Vol. 210, N 5038. P. 817–820.

El Schoura S. M., Roshdy M. A. The subgenus Persicargas (Ixodoidea: Argasidae: Argas). 42. Ultrastructure of the coxal organ in A. (P.) arboreus // J. Med. Entomol. 1985. Vol. 6, N 5. P. 675–682.

Gill H. S., Walker A. R. The salivary glands of Hyalomma anatolicum anatolicum: structural changes during attachment and feeding // Int. J. Parasitol. 1987. Vol. 17, N 8. P. 1381–1392.

Grodowitz M. J., Broce A. B., Kramer K. J. Morphology and biochemical composition of mineralized granules from the Malpighian tubules of Musca autumnalis De Geer larvae (Diptera: Muscidae) // Insect Biochem. 1987. Vol. 17, N 2. P. 335–345.

Jones B. M. The penetration of the host tissue by the harvest mite, Trombicula autumnalis Shaw. // Parasitology. 1950. Vol. 40, N 3–4. P. 247–260.

Kukel S., Komnick H. Development, cytology, lipid storage and motility of the malpighian tubules of the nymphal dragonfly, Aeshna cyanea (Muller) (Odonata: Aeshnidae) // Int. J. Insect Morphol. 1989. Vol. 18, N 2/3. P. 119–134.

McEnroe W. D. The control of water loss by the two-spotted spider mite (Tetranychus telarius) // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1961a. Vol. 54, N 6. P. 883–887.

McEnroe W. D. Guanin excretion by the two-spotted spider mite (Tetranychus telarius (L.)) // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1961b. Vol. 54, N 6. P. 925–926.

Michael A. D. A study of the internal anatomy of Thyas petrophilus, an unrecorded Hydrachnid found in Cornwall // Proc. Zool. Soc. London. 1895. P. 174–209.

Mitchell R. D. The anatomy of an adult chigger mite Blankaartia ascoscutellaris (Walch.) // J. Morph. 1964. Vol. 114, N 3. P. 373–391.

Moss W. W. Studies on the morphology of the trombidiid mite Allothrombium lerouxi Moss (Acari) // Acarologia. 1962. T. 4, fasc. 3. P. 313–345.

Mothes U., Seitz K.-A. Light- und elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Funktionsmorphologie von Tetranychus urticae (Acari, Tetranychidae). I. Exkretionsorgane // Zool. Jahrb. Abt. Anat. 1980. Bd 104, Hf 4. S. 500–529.

Needham G. R., Rosell R., Greenwald L., Coons L. B. Ultrastructure of type-I salivary-gland acini in four species of ticks and the influence of hydration states on the type-I acini of Amblyomma americanum // Exptl. Appl. Acarol. 1990. Vol. 10, N 2. P. 83–104.

Rasmont R., Vandermeersche G., Castiaux P. Ultrastructure of the coxal glands of the scorpion // Nature. Lond. 1958. Vol. 182, N 4631. P. 328–329.

Schmidt-Nielsen B., Gertz K. H., Davis L. E. Excretion and ultrastructure of the antennal gland of the fiddler crab Uca mordax // J. Morph. 1968. Vol. 125, N 4. P. 473–495.

Schramlová J. Microscopical anatomy of larva of Cheladonta costulata (Acarina: Trombiculidae). I. Glands // Folia Parasitol. 1978. Vol. 25, N 1. P. 61–65.

Voigt B. Anatomie und Histologie der Drusen bei Trombiculiden–Milbenlarven // Zool. Anz. 1971. Bd 186, Hf 5/6. S. 403–417.

Wainstein B. A. Die Coxaldrusen bei Hydrachna Mull. (Hydrachnellae) // Zool. Anz. 1965. Bd 175, Hf 4/6. S. 437–440.

Wall B. J., Oschman J. L., Schmidt-Nielsen B. Fluid transport: concentration of the intercellular compartment // Science. 1970. Vol. 167, N 3924. P. 1497–1498.

Woodring J. P. Comparative morphology, function and homologies of the coxal glands of Oribatid mites (Arachnida, Acari) // J. Morph. 1973. Vol. 139, N 4. P. 407–429.

Woodring J. P., Cook E. F. The internal anatomy, reproductive physiology and molting process of Ceratozetes cisalpinus (Acarina: Oribatei) // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1962. Vol. 55, N 2. P. 164–181.

Yanagawa H., Mori T., Shiraishi S., Uchida T. A. Ultrastructural changes in the salivary gland of the female cattle tick, Haemaphysalis longicornis, during feeding // J. Zool. Lond. 1987. Vol. 212, p. 2. P. 283–301.

ЗИН РАН,
Санкт-Петербург, 199034

Поступила 13.05.1995

FINE STRUCTURAL ORGANIZATION AND FUNCTIONAL PECULIARITIES OF TUBULAR GLANDS IN TROMBICULID MITES (ACARIFORMES, TROMBICULIDAE)

A. B. Shatrov

Key words: Trombiculidae, tubular glands, transporting epithelium, ultrastructure, osmoregulation.

SUMMARY

Ultrastructural investigation and functional and comparative anatomical analysis of tubular glands in Trombiculid mited *Hirsutiella zachvatkini, Leptotrombidium orientale* and *Euschoengastia rotundata* on different stages of their individual development are thoroughly conducted. Organization of glands does not undergo any changes (transformation or regression) in the course of ontogenesis of mites with quiescent stages. In the moulting processes only ectodermal excretory ducts of tubular glands, which accept the ducts of alveolar salivary glands, are replaced. The long paired tubular glands are contiguous by their passage to all main organs of mites (alveolar glands, brain, midgut, gonads) and terminate blindly at the level of excretory pore. Each of the tubular glands may be divided into two parts – proximal (or caudal) and distal (or frontal). The expanded proximal part has large intracellular cavities with long tight microvilly and moderate basal plasma membrane enfoldings. Central lumen is usually narrowed with sparse short microvilly of apical plasma membrane of epithelial cells. This part of gland is obviously the homologue of sacculus of coxal glands of other Arachnida. The properly tubular distal part of gland is built up of prismatic epithelial cells with intensively developed basal labyrinth and irregular short microvilly on apical surface, and is the homologue of labyrinth of coxal glands of Oribatida. Excrete materials are not formed in cells or lumen of tubular glands. Tubular gland structure therefore corresponds to organization of transporting epithelia, so the tubular glands perform the function of aquatic-saline metabolism in mites, in particular, excrete redundant body fluid consumed during the feeding. Originally tubular glands are the excretory coelomoductes, which gradually lost their natural functions and joined with alveolar salivary glands in the highest trombidiform mites.

Вклейка к ст. А. Б. Шатрова

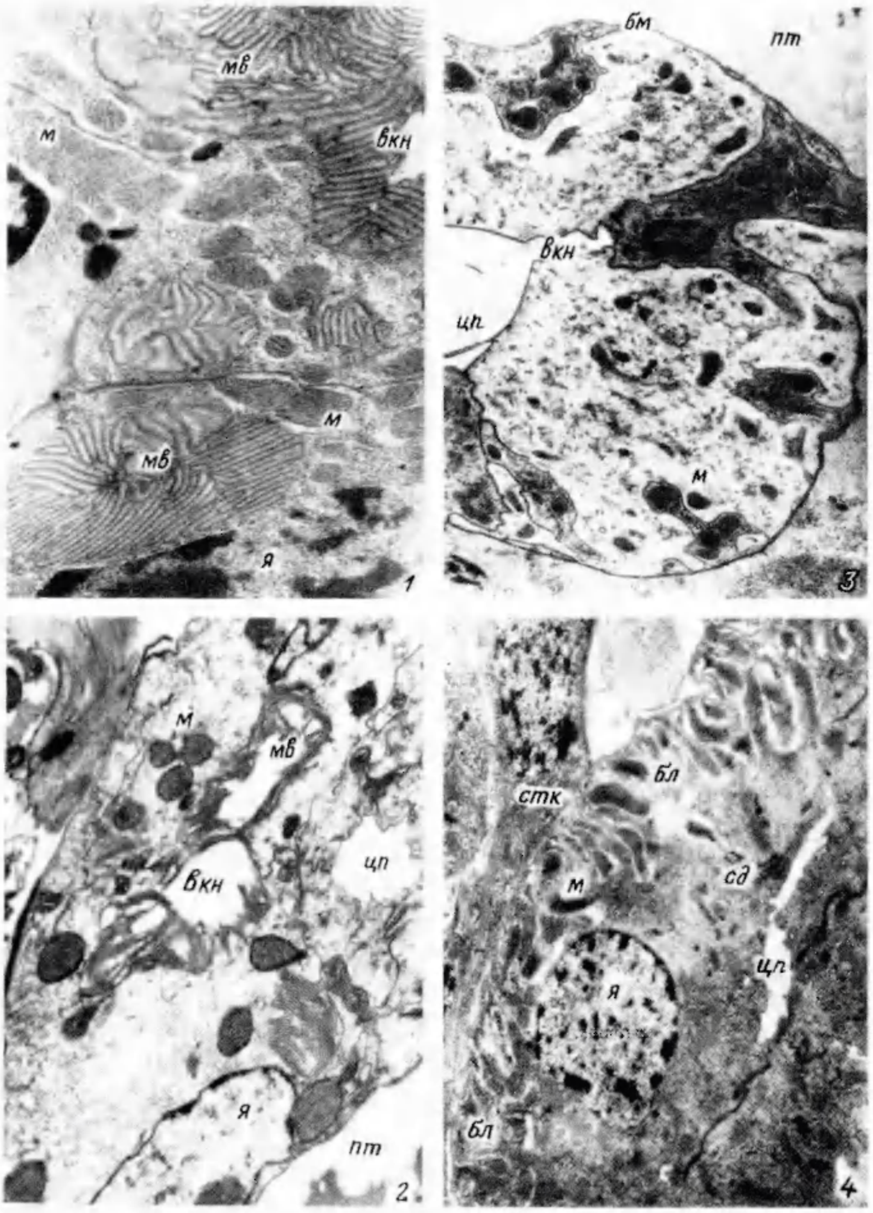

Рис. 2. **Ультраструктура трубчатых желез краснотелковых клещей *Leptotrombidium orientale* (*1*) и *Hirsutiella zachvatkini* (*2–4*) на разных стадиях индивидуального развития.**

1 — участок вентральной области проксимального отдела трубчатой железы голодной личинки; просветы внутриклеточных каналов спавшиеся, × 16 000; *2* — поперечный разрез проксимального отдела трубчатой железы личинки на ранних стадиях питания; видны центральный проток и расширенные внутриклеточные каналы, × 5000; *3* — поперечный разрез трубчатой железы протонимфы на 4-е сутки после обездвиживания напитавшейся личинки; область перехода проксимального отдела в дистальный с исчезающими внутриклеточными каналами и появляющимися более темными клетками, × 7000; *4* — участок несколько уплощенного дистального отдела трубчатой железы дейтонимфы в фазе фарат через 11 сут после обездвиживания напитавшейся личинки; округлое ядро и хорошо выраженный базальный лабиринт, × 5000. Указано первичное увеличение на негативах. *пт* — полость тела; *стк* — соединительнотканная клетка. Остальные обозначения такие же, как на рис. 1.

Fig. 2. Fine structure of the tubular glands in trombiculid mites, *Leptotrombidium orientale* (*1*) and *Hirsutiella zachvatkini* (*2–4*) on a different stages of individual development, transmission electron microscope (TEM).

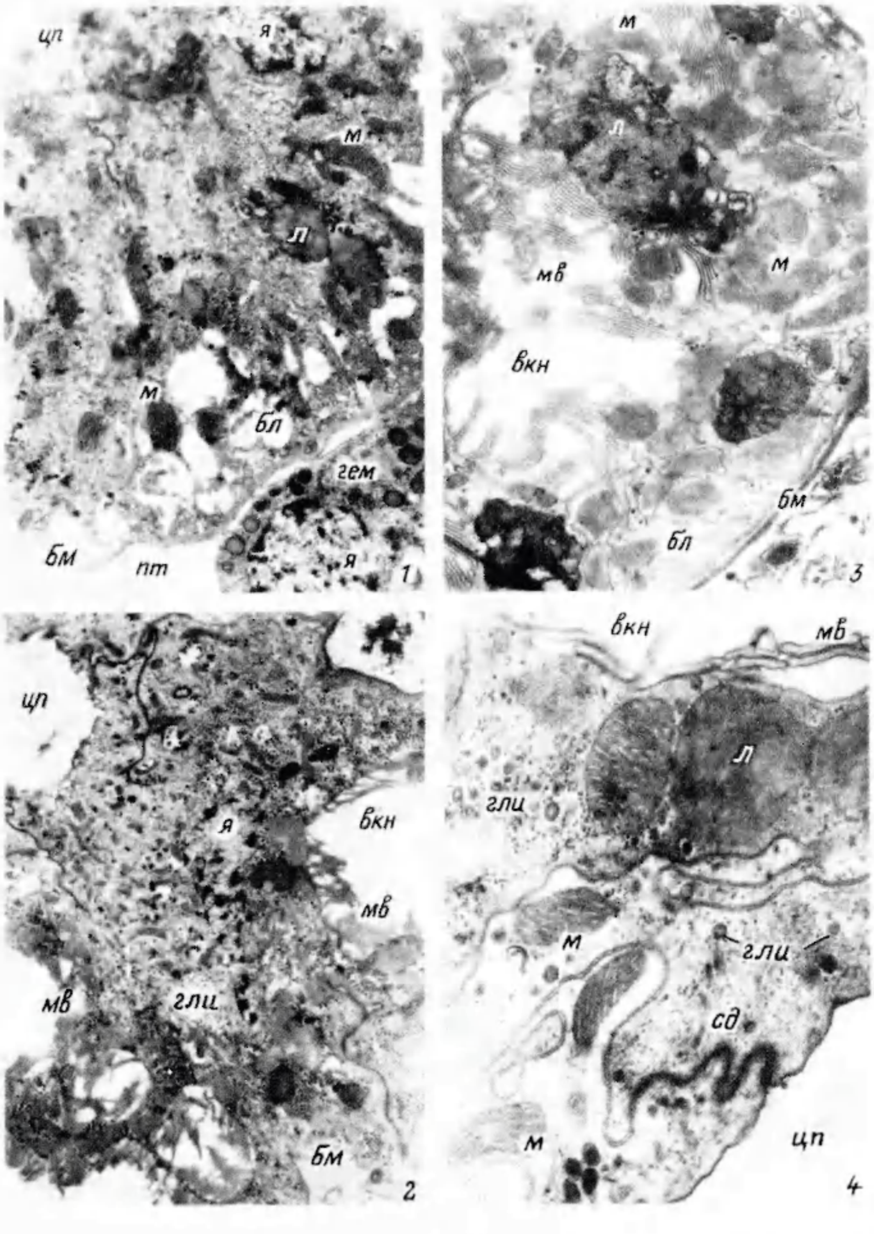

Рис. 3. Ультраструктура трубчатых желез краснотелковых клещей *Hirsutiella zachvatkini* на разных стадиях индивидуального развития.

1 — участок латеральной области дистального отдела трубчатой железы взрослого клеща в фазе фарат через 6 сут после обездвиживания дейтонимфы; гемоцит в полости тела, × 9000; *2* — участок срединной зоны чрезвычайно объемного проксимального отдела трубчатой железы многократно питавшейся самки с расширенными внутриклеточными каналами и центральным протоком, × 4000; *3* — вентролатеральный край проксимального отдела трубчатой железы яйцекладущей самки с элементами базального лабиринта и объемными внутриклеточными каналами с микроворсинками, × 7000; *4* — область проксимального отдела трубчатой железы яйцекладущей самки с участками центрального протока и внутриклеточного канала; видны гранулы гликогена, а также зона специализированного контакта (септированная десмосома) двух клеток, × 22 000. Указано первичное увеличение на негативах. *гем* — гемоцит. Остальные обозначения такие же, как на рис. 1 и 2.

Fig. 3. Fine structure of the tubular glands in trombiculid mite, *Hirsutiella zachvatkini* on a different stages of individual development (TEM).